

**RECHERCHES PRÉLIMINAIRES  
SUR LES GROUPEMENTS NATURELS  
CHEZ LES CRUSTACÉS  
DÉCAPODES BRACHYOURES<sup>1</sup>.**

**V. Établissement d'un caractère évolutif :  
l'articulation ischio-mérale des chélipèdes.**

Par DANIELLE GUINOT

Dans l'effort de déceler les liens phylogénétiques qui nous permettraient la reconstitution, au moins très partielle, des lignées à l'intérieur des groupements de Brachyours, et notamment chez les Xanthidae, nous avons recherché de nouveaux caractères auxquels on pourrait attacher une signification évolutive. Parmi ceux que nous avons trouvés, une attention spéciale doit être accordée à l'articulation ischio-mérale des chélipèdes qui nous fournit une particularité utile pour la systématique des formes vivantes et fossiles.

On a l'habitude de considérer que chez les Crabes, sur la première paire de péréiopodes thoraciques comme sur les suivantes, le basis-ischion et le mérus constituent deux éléments distincts. Or nous avons constaté que tel n'est pas toujours le cas, certains Brachyours offrant des chélipèdes où ces deux articles sont soudés et forment un bloc que nous appellerons basis-ischion-mérus.

Avant d'aborder l'étude de cette disposition spéciale et de son établissement dans divers groupes de Crabes, il convenait de résumer ce que l'on sait de la morphologie du péréiopode chez les Crustacés et plus particulièrement chez les Décapodes Brachyours. Au passage, nous nous sommes intéressée à certains aspects relativement peu connus des chélipèdes, tels que l'emplacement de la ligne d'autotomie et le caractère des lignes de résorption.

La présente note faisant partie d'une série intitulée « Recherches préliminaires... », pour les généralités et indications diverses nous renvoyons aux notes précédentes et notamment à l'introduction de la note II sur *Micropanope* et *Medaeus* (*Bull. Mus.*, 39, n<sup>o</sup> 2, 1967). Nous rappelons que la bibliographie paraîtra dans la note terminale.

Enfin, nous adressons nos remerciements les plus chaleureux aux Dr. F. A. CHACE, R. B. MANNING et H. B. ROBERTS, de la Smithsonian Institution, United States National Museum à Washington, qui nous ont réservé le meilleur accueil et accordé toutes les facilités de travail lors de notre séjour

1. Voir *Bull. Mus. Hist. nat.*, 2<sup>e</sup> sér., 38, n<sup>o</sup> 5, 1966, pp. 744-762, fig. 1-24 ; n<sup>o</sup> 6, 1966 (1967), pp. 828-845, fig. 25-41 ; 39, n<sup>o</sup> 2, 1967, pp. 345-374, fig. 1-42 ; n<sup>o</sup> 3, pp. 540-563, fig. 1-36 ; n<sup>o</sup> 4, 1967 (1968), pp. 695-727, fig. 1-60.

dans cette institution et qui n'ont cessé de nous communiquer, avec la plus grande obligeance, tout le matériel nécessaire à nos recherches.

Dans le schéma-type de l'appendice arthropodien (fig. 1) on reconnaît, tout d'abord, deux régions foncièrement distinctes : la région coxale, ou protopodite (HUXLEY, 1878) ou sympodite (HANSEN, 1925), qui assure la liaison entre le membre et la paroi du corps ; la région distale (typiquement locomotrice) ou endopodite (appelée aussi télopodite). Depuis HANSEN (1925), il est généralement admis que la région coxale est constituée par trois éléments superposés : la précoxa (HANSEN, 1925) ; la coxa (BATE, 1888 = coxopodite H. MILNE EDWARDS, 1851), dont l'exite est l'épipodite ; et le basis (BATE, 1888 = basipodite H. MILNE EDWARDS). Sur ce dernier s'attachent côte à côte deux rameaux, l'exopodite (H. MILNE EDWARDS, 1851) et l'endopodite. En ce qui concerne le péréiopode, rappelons que l'exopodite, présent sur les péréiopodes de certains Natantia, manque toujours chez les Reptantia et que, chez les Crabes, seules les larves des Dromiacés offrent un exopodite, sur les p1.

Chez les Crustacés, l'endopodite du péréiopode comporte typiquement deux sections, c'est-à-dire, comme chez les Insectes, une seule articulation principale. Chacune de ces sections se compose de trois articles : la première section, avec le préischion (HANSEN, 1925), l'ischion (BATE, 1888 = ischiopodite H. MILNE EDWARDS, 1851), et le mérus (BATE, 1888 = méropodite H. MILNE EDWARDS, 1851) ; la deuxième, avec le carpe, le propode et le dactyle.

La précoxa, distinguée par HANSEN dans plusieurs groupes de Crustacés (elle est présente chez de nombreux Malacostracés et notamment chez les Stomatopodes), n'existe d'ordinaire plus en tant qu'article distinct chez les Décapodes, ce que l'on regarde généralement comme la conséquence d'une réduction secondaire par intégration de la précoxa aux flancs thoraciques, dans la partie branchifère de ceux-ci. La paroi épimérale<sup>1</sup> comprendrait alors deux parties : l'une inférieure (article précoxal), de nature appendiculaire ; l'autre supérieure, plus étendue et de nature franchement épimérale. HANSEN voyait dans la division en trois articles du sympodite une condition primitive. Or, il a été démontré que la partie hasilaire est unisegmentée chez le nauplius de tous les Crustacés (HEEGAARD, 1947), disposition qui, du reste, se retrouve dans l'ordre des Branchiopodes, lesquels sont parmi les plus primitifs des Crustacés actuels. C'est aussi un sympodite indivis qui caractérise les Trilobites (STÖRMER, 1939). Une région coxale constituée de plusieurs articles apparaît donc comme le résultat d'une subdivision secondaire (cf. VANDEL, 1949, p. 90).

Le basis, presque toujours distinct chez les Natantia, se soude généralement au premier article de l'endopodite chez les Reptantia, à l'exception de nombreux Astacoures ou Nephropsidea (fig. 2, 3) où l'ischion est encore séparé et conserve sa mobilité sur p2-p5. Chez les Paguridea, le basis est coalescent avec l'ischion mais une trace demeure visible (HANSEN, *ibid.*).

Le préischion, article séparé chez nombre de Crustacés inférieurs, toujours présent chez plusieurs genres de Natantia (ainsi chez *Alpheus*, où il constitue une pièce mobile, analogue à ce qui existe chez les Pécaricides par exemple), serait — dans l'interprétation de HANSEN, cf. *infra* — encore délimité par une ligne de suture, généralement plus marquée sur p2-p5, chez certains Reptantia

1. Selon l'interprétation de BOUVIER, 1940, p. 11. Les auteurs ont tour à tour utilisé les termes d'*épimère* et de *pleure* pour désigner la même région. Nous n'entrerons pas ici dans le détail de cette question.

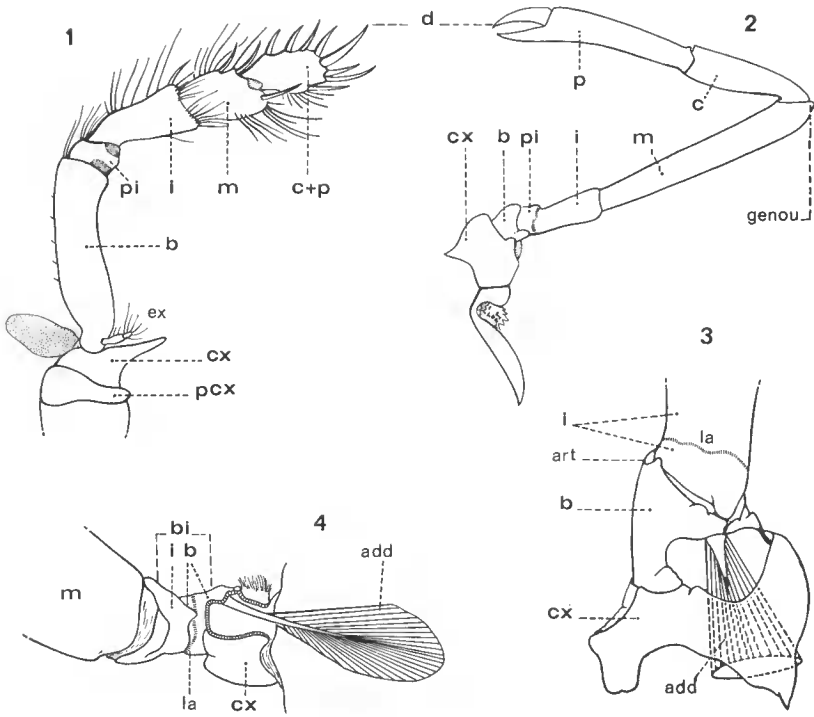


FIG. 1-2. — Schéma-type de l'appendice thoracique crustacéen, d'après HANSEN, 1945.  
 1, *Aapseudes spinosus* (Sars); 2, *Nephropsis atlantica* Norman : deuxième patte thoracique.  
 FIG. 3. — Emplacement de la ligne d'autotomie chez *Homarus americanus* H. Milne Edwards, d'après WOOD et WOOD, 1932 : deuxième patte thoracique, avec la ligne d'autotomie (*la*) située dans la région proximale de l'ischion (*i*).  
 FIG. 4. — Cinquième péréiopode thoracique chez *Pachygrapsus crassipes* Randall, interprété d'après HATT, 1948, montrant la ligne d'autotomie (*la*) et, distalement, la limite supposée entre basis et ischion formant le basis-ischion (*bi*).  
*add*, muscle adducteur du basis (muscle d'autotomie); *art*, articulation; *b*, basis; *bi*, basis-ischion; *c*, carpe; *cx*, coxa; *d*, dactyle; *ex*, exopodite; *i*, ischion; *la*, ligne d'autotomie; *m*, mérus; *p*, propode; *pcx*, précoxa; *pi*, préischion.

appartenant par exemple aux Nephropsidea (cf. fig. 2) et aux Pagurides, tandis que chez les autres Décapodes il est toujours soudé à l'ischion. Chez les Crabes, basis, préischion et ischion apparaissent toujours réunis.

L'articulation principale, ou genou, de l'appendice se situe entre le mérus et le carpe. Ainsi, chez les Décapodes, il y a quatre (ou trois) articles, à savoir la coxa, le basis, l'ischion (ou le basis-ischion) et le mérus avant l'articulation principale, et trois (carpe, propode et dactyle) après celle-ci.

#### LIGNE D'AUTOTOMIE.

L'autotomie, phénomène qui consiste dans l'amputation spontanée d'un appendice à la suite d'une excitation périphérique, est fréquente chez les Crustacés Décapodes et tout particulièrement chez les Brachyours. La rupture a toujours lieu, pour un appendice donné, à un même niveau, dit plan d'autotomie, le long d'une ligne préformée, apparente, à laquelle correspond une structure particulière du squelette tégumentaire (strates chitineuses interrompues).

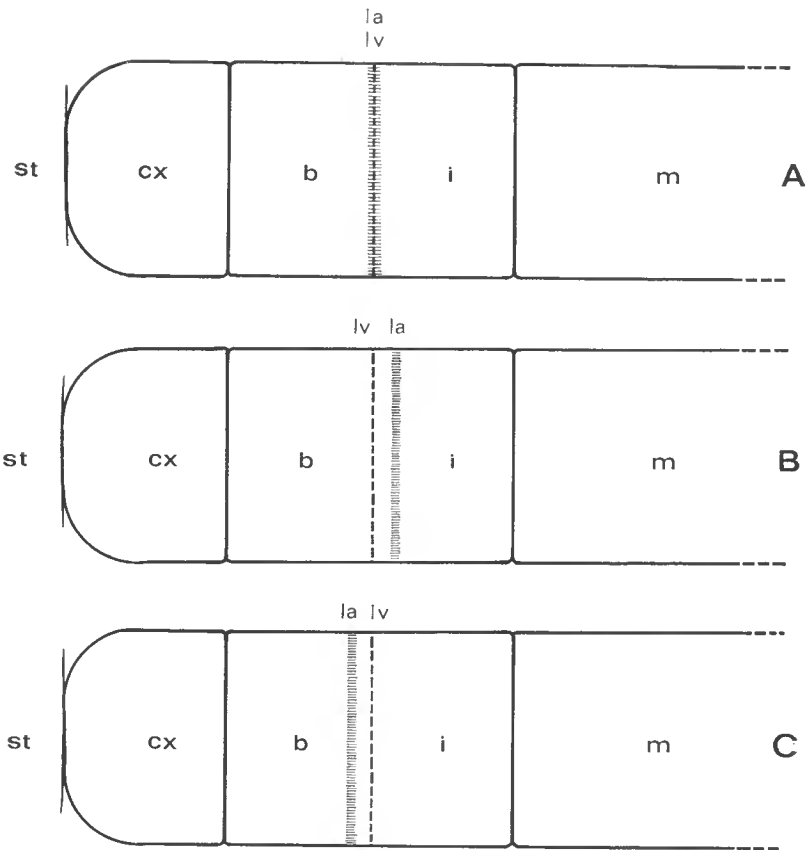


FIG. 5. — Représentation schématique des trois interprétations possibles concernant les rapports entre la ligne d'autotomie et la limite virtuelle du basis et de l'ischion soudés en un article unique (basis-ischion) chez les Brachyours.

5A, hypothèse où ligne d'autotomie (*la*) et limite virtuelle entre basis et ischion (*lv*) se superposent.

5B, hypothèse où la ligne d'autotomie (*la*) se situe en avant de cette limite virtuelle (*lv*), c'est-à-dire sur l'ischion. Interprétation impliquant l'homologie des plans de fracture chez les Nephropsidea et chez les Brachyours (cf. fig. 3).

5C, hypothèse où la ligne d'autotomie (*a*) se situe en arrière de la limite virtuelle entre basis et ischion, c'est-à-dire sur le basis. Cas (supposé) des Hippidae, des Polychelidae; cf. la fig. 4 représentant *Pachygrapsus crassipes* d'après HART, 1948.

*b*, basis ; *cx*, coxa ; *i*, ischion ; *la*, ligne d'autotomie ; *lv*, limite virtuelle entre basis et ischion ; *m*, mérus ; *st*, sternum.

Chez les Décapodes qui ont conservé sur leurs péréiopodes le nombre primitif d'articles (c'est-à-dire le basis et l'ischion complètement séparés et articulés), à savoir chez les Natantia (cas de p1-p5) et les Nephropsidea (cas de p2-p5), le sillon d'autotomie se situe non au niveau de l'articulation fonctionnelle entre basis et ischion mais un peu en avant (WOOD et WOOD, 1932) (cf. fig. 3 : *Homarus* ; schéma, fig. 5 B). Chez les autres Décapodes, notamment chez les Crabes, où sur tous les péréiopodes le basis et l'ischion sont soudés, le plan de rupture coupe transversalement l'article unique selon une ligne bien définie. De nom-

breux auteurs considèrent que cette ligne représente la trace de la soudure du basis et de l'ischion, ceci impliquant que le plan d'autotomie serait le vestige de l'articulation ankylosée (schéma, fig. 5 A). Par exemple, dans son étude sur l'autotomie chez les Xanthidae de Californie, KNUDSEN (1959, p. 97, pl. 1) paraît bien supposer que le basis et l'ischion sont soudés le long du plan de fracture. Pourtant, il peut sembler plus justifié d'admettre une homologie des plans de rupture chez les Brachyours et chez les Natantia et Nephrosidea : il faudrait donc alors convenir que, pour les Crabes, la soudure des deux articles a eu lieu un peu en arrière de l'emplacement du sillon d'autotomie et que, lors de l'amputation, la portion d'appendice demeurant attachée au corps retiendrait tout le basis et la partie basale de l'ischion (schéma, fig. 5 B). Mais certaines observations paraissent aller à l'encontre d'une théorie de l'homologie : WOOD et WOOD (*ibid.*) signalent que, chez les Hippidae du genre *Hippa* Fabricius et chez les Polychelidae du genre *Willemoesia* Grote, la fracture prendrait place vers le bord proximal du basis. Par ailleurs, dans sa belle étude sur *Pachygrapsus crassipes* Randall, HIATT (1948) écrit (p. 188) que « the distal end of the basis is marked by a groove which encircles the appendage and separates the basis from the ischium, the two podomeres being fused » et donne une figure (*ibid.*, fig. 16) où, apparemment, la ligne d'autotomie se trouve sur le basis, lequel paraît, un peu plus en avant, limité par une ligne nette (cf. fig. 4 ; schéma, fig. 5 C). En effet, la présence chez certains Crabes d'une ligne ou d'un relief linéaire en position distale par rapport à la ligne d'autotomie laisse à penser qu'il pourrait s'agir d'un vestige de l'articulation basi-ischiale. Mais ce caractère ne semble pas constant et un examen comparatif sur ce point serait nécessaire dans toute la division des Brachyours.

Dans ses très remarquables recherches, HANSEN (1925) ne fait pas allusion aux lignes d'autotomie. On peut se demander quels sont les rapports entre la région que cet auteur a, chez certains Décapodes et justement chez les Nephrosidea, homologué au préischion des Crustacés inférieurs et cette portion basale de l'ischion qui, dans l'hypothèse de l'homologie des plans de fracture Macrura-Brachyura, serait retenue sur le membre après mutilation. Cette portion est limitée en avant par une ligne qui, dans l'interprétation de HANSEN, serait la trace de l'articulation préischion-ischion, qui, on le constate, se situe à peu près au même emplacement que la ligne d'autotomie. A cet égard il y a lieu de remarquer que la ligne préischiale de HANSEN semble présente, chez les Macrours, même sur les périopodes où n'intervient pas une autotomie au sens strict. Chez *Homarus*, où l'autotomie est limitée aux pinces, sur les pattes ambulatoires il y a seulement un lieu de moindre résistance au niveau duquel peut se produire une simple rupture par traction (autospasie).

On sait que l'autotomie peut se produire déjà peu après la mue (DRACH, 1939 ; HIATT, 1948). KNUDSEN (1959, p. 113) a montré que, au cours du processus de consolidation du squelette tégumentaire, le dépôt de sels minéraux dans la région basi-ischiale des périopodes au voisinage du plan de fracture est très rapide et important : par exemple, chez *Cycloxanthops novemdentatus* (Lockington) quatre heures après l'exuviation, le durcissement est suffisant pour permettre l'autotomie.

#### LIGNES DE RÉSORPTION.

Chez les Reptantia, la partie basilaire des pinces est parcourue par un ensemble de lignes bien visibles, à calcification moins avancée que sur les régions voisines,

qui correspondent à des zones particulières de résorption du squelette tégumentaire dans la période qui précède la mue (HERRICK, 1896). Chez les Brachyours, ces lignes, mises en évidence chez *Cancer pagurus* Linné par WILLIAMSON en 1904, intéressent la face antérieure ou dorsale de la coxa, du basis-ischion et du mérus (DRACH, 1939, pp. 340, 366, fig. 11).

DRACH (*ibid.*) a attiré l'attention sur le fait que les lignes de résorption manquent chez *Maja squinado* (Herbst). Il serait intéressant de vérifier si elles sont absentes dans tous les groupes de Majidae *sensu* Balss, 1957. Nous pouvons dès à présent signaler que chez plusieurs Parthenopidae, tels les genres *Daldorfia* Rathbun, *Aethra* Leach, etc., des lignes de discontinuité sont visibles à la base des chélicèdes. Chez *Dairoides* Stebbing, il y a un tracé très net, du même type que celui rencontré chez *Daira* de Haan. Peut-on voir là un élément de plus pour le rapprochement de ces deux genres (cf. GUINOT, 1967 b) ? Il est probable que l'étude du caractère constitué par la présence (et la disposition) ou l'absence des lignes de résorption pourrait amener à des constatations intéressantes, notamment en ce qui concerne les rapports des Parthenopidae avec les Majidae et avec certains Xanthidae.

On sait que chez les Majidae, où la mue de puberté qui est tardive coïncide avec la dernière mue, la faculté de régénération disparaît avec l'absence du cycle d'intermue : la régénération des appendices amputés par autotomie ne peut donc plus se produire (ni se poursuivre dans le cas d'un membre en cours de reconstitution) une fois atteinte la maturité sexuelle. Il est de fait qu'il n'y a pas une relation stricte entre l'autotomie et la régénération. Ainsi, ce report de la mue de puberté à la dernière mue, qui constituerait une phrase supérieure de l'évolution (DRACH, 1959), s'accompagne de la perte du pouvoir régénérateur bien qu'il y ait persistance du réflexe de mutilation.

#### LES ARTICULATIONS DU PÉRIOPODE.

Typiquement chez les Brachyours, l'appendice thoracique (pince ou patte locomotrice) se compose de 6 articles : coxa, basis-ischion (traversé par la ligne d'autotomie), mérus, carpe, propode, dactyle. Il y a donc seulement cinq axes d'articulation, alors que chez les Décapodes à basis et ischion séparés, tels les *Astacus*, il y en a six (tout au moins sur les pattes ambulatoires, car sur p1 une suture est seule présente). Les coxas des appendices se dirigent non pas ventralement comme chez les Macroures mais latéralement. La coxa s'articule au corps par deux condyles, l'un ventral situé sur le sternum, l'autre dorsal situé sur l'endopleurite correspondant. Typiquement, sur l'appendice, chaque plan d'articulation est perpendiculaire au précédent et au suivant, et ainsi chaque article produit un mouvement orthogonal par rapport au mouvement des articles adjacents : la coxa se meut d'avant en arrière, le basis-ischion de haut en bas, le mérus à nouveau d'avant en arrière, le carpe de bas en haut, etc. Dans quelques groupes de Brachyours, des modifications secondaires peuvent intervenir, notamment le déplacement de certaines surfaces d'articulation, qui entraînent des types différents de mouvements et des orientations particulières pour certains articles (par exemple chez les Homolidae, les Leucosiidae, etc. Cf. HBLE, 1913 ; 1918).

#### LE CARACTÈRE DE L'ARTICULATION ENTRE BASIS-ISCHION ET MÉRUS SUR LES CHÉLIPÈDES.

Sur les chélicèdes de nombreux Brachyours, on observe une diminution de la mobilité de l'articulation entre basis-ischion et mérus, laquelle diminution, en passant par des formes intermédiaires, aboutit à une soudure complète des

deux articles. Tout porte à croire que ce caractère s'établit par degrés et qu'il s'agit des divers stades d'un véritable processus évolutif. Cette tendance à la disparition de l'articulation mentionnée se manifeste dans plusieurs groupes de Crabes ; en d'autres termes, le processus se reproduit indépendamment dans des lignées phylogénétiques diverses. Les manifestations en quelque sorte parallèles de cette tendance à la soudure ne signifient donc pas forcément une parenté. Nous voulons dire que des animaux ayant une articulation soudée ne sont pas nécessairement proches l'un de l'autre et que par ailleurs, à l'intérieur même d'un groupe dont les principaux caractères morphologiques indiquent les affinités, peuvent se rencontrer des formes se trouvant à divers stades de ce processus. Pour un ensemble restreint de formes appartenant à des lignées phylogéniques voisines, la manifestation de cette tendance est, selon nous, le signe d'une certaine conformité dans le type d'organisation atteint, d'un niveau évolutif comparable. Pour cette raison même, le caractère peut être constant chez les représentants actuels d'une famille entière dont tous les membres auraient dépassé un certain niveau phylogénétique, ce qui semble bien être le cas chez les Leucosiidae.

Nous passerons brièvement en revue les divers groupes de Brachyours en nous attachant à ce caractère particulier. On constate que chez les Crabes primitifs il y a une articulation mobile entre basis-ischion et mérus. Chez les Dromiacea, le basis-ischion offre une articulation typique sur le mérus, souvent d'une extrême mobilité (Dynomenidae par exemple). Grosso modo, on peut dire qu'une franche mobilité de la jointure mentionnée est la règle chez les Dorippidae, et également chez les Corystidae, les Portunidae, les Atelecyclidae, les Cancridae, ainsi que chez les Ocypodidae, les Pinnoteridae, les Grapsidae, les Gecarcinidae, etc. Cependant on note parfois ça et là un début d'ankylose, par exemple dans le genre *Cancer* Linné.

### Xanthidae

La perte de l'articulation entre le basis-ischion et le mérus est progressive, depuis l'ankylose légère jusqu'à la disparition totale de mouvement, les deux articles se mouvant alors ensemble. Ainsi, tous les passages se rencontrent chez les Xanthidae *sensu* Balss, 1957, où l'organisation normale est réalisée chez les Pilumninae qui, d'ordinaire, offrent sur p1 une articulation des plus souples entre basis-ischion et mérus. Parmi les Xanthinae *sensu* Balss, chez les *Cymo*, les *Etisus*, les *Chlorodiella*, etc., une réelle mobilité est conservée tandis que chez des genres comme *Xantho*, *Leptodius*, etc., elle fait place à une ankylose plus ou moins poussée aboutissant dans certains cas à une complète fixité, sans toutefois que, apparemment, se soient produits des changements morphologiques à la jointure des deux articles. A un stade suivant, des modifications interviennent, discernables à la surface des téguments et qui amènent la disparition de la suture séparant le basis-ischion du mérus. On observe alors un article unique où se distinguent encore très bien la fraction basi-ischiale et la fraction mércale, une ligne de suture peu profonde ou incomplète étant encore repérable. C'est le cas de divers représentants de la sous-famille des Menippinae *sensu* Balss.

MENIPPINAE.

En ce qui concerne le caractère étudié ici, le groupement des Menippinae est particulièrement intéressant car tous les passages sont présents : en effet, l'articulation est parfois encore mobile, mais plus généralement soit ankylosée, plus ou moins fortement (*Eriphia*, *Ozius*, etc.), soit en voie de régression, à des degrés divers et jusqu'à la disparition, du moins superficielle, de toute trace de l'ancienne jointure. Ainsi, alors que chez les *Menippe* de Haan s. str., tels *M. rumphii* (Fabricius), *M. nodifrons* Stimpson, *M. frontalis* A. Milne Edwards, *M. mercenaria* (Say), la ligne de suture entre les deux articles est conservée (fig. 6), par contre chez les *Myomenippe* Hilgendorf, à savoir *M. hardwicki* (Gray) et *M. fornasini* (Bianconi), la ligne de suture a partiellement disparu et n'est plus visible que dans la moitié supérieure (fig. 7 ; pl. I, fig. 3) : la fraction basi-ischiale se reconnaît à une petite crête qui orne le bord supérieur. A cet égard, il est intéressant de voir confirmée par un nouveau caractère la valeur de la division sous-générique établie par HILGENDORF en 1878 (p. 795), qui sépara les *Myomenippe* des *Menippe* en raison de leur front à six lobules et des orbites complètement closes excluant l'antenne. Dans le genre *Pilumnoides* H. Milne Edwards et Lucas, qui a plus de caractères ménippiens (au sens large) que xanthiens ou pilumniens (BALSS, 1957, p. 1653, place le genre parmi ses Pilumninae), la trace de la suture ischio-mérale est marquée par de petites fossettes. Chez *Sphaerozius nitidus* Stimpson, on peut encore deviner l'emplacement de l'ancienne limite entre les deux articles. Une disposition comparable se trouve chez le *Pseudozius bouvieri* (A. Milne Edwards) (fig. 8), espèce ouest-africaine pour laquelle nous rétablissons la désignation d'*Euryozius* proposée par MIERS en 1886, et chez *Gardineria canora*<sup>1</sup> Rathbun qui est très proche d'*Euryozius bouvieri* (cf. *infra*, p. 00).

Dans un dernier stade, il y a une totale réduction de la suture : toute trace a pratiquement disparu et l'on voit la coxa s'articuler directement sur un article unique qui, en grande partie, est le mérus mais dont la partie basilaire représente le basis-ischion. C'est le cas du genre *Dacryopilumnus* Nobili, où s'est opéré un entier effacement de la démarcation entre basis-ischion et mérus. Mais l'exemple le plus frappant est sans conteste celui du genre *Carpilius* Leach dont les trois espèces offrent un chélipède à coxa semblant attachée sur le mérus, article à la surface duquel ne subsiste pratiquement aucun vestige de l'articulation primitive (fig. 9 ; pl. I, fig. 1).

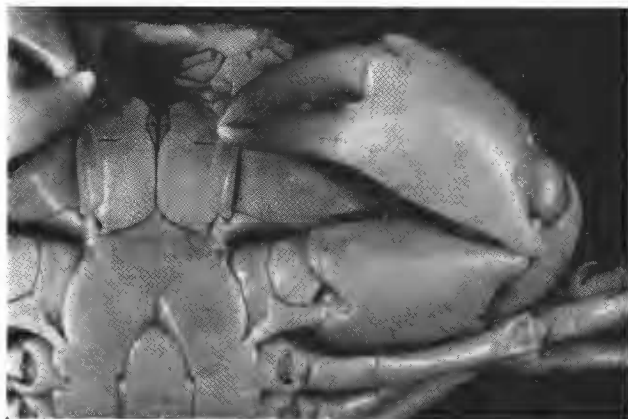
1. L'holotype de *Gardineria canora* Rathbun est déposé à l'U.S.N.M. de Washington sous le n° 41535.

LÉGENDE DE LA PLANCHE I

- FIG. 1. — *Carpilius convexus* (Forskål), ♂ 60 × 81 mm, Tahiti, RANSON coll., FOREST et GUINOT det.  
 FIG. 2. — †*Palaeocarpilius macrocheilus* (Desmarest), Holotype ♂, environ 10 × 11,5 mm, ? Chine, Nummulitique.  
 FIG. 3. — *Myomenippe hardwicki* (Gray), ♂ 27,3 × 39 mm, Madagascar, BALSS det.

Ici, on distingue encore dans la partie supérieure du basis-ischion-mérus la trace de la ligne de suture entre basis-ischion et mérus, laquelle n'est plus visible dans les deux figures ci-dessus.





1



2



3



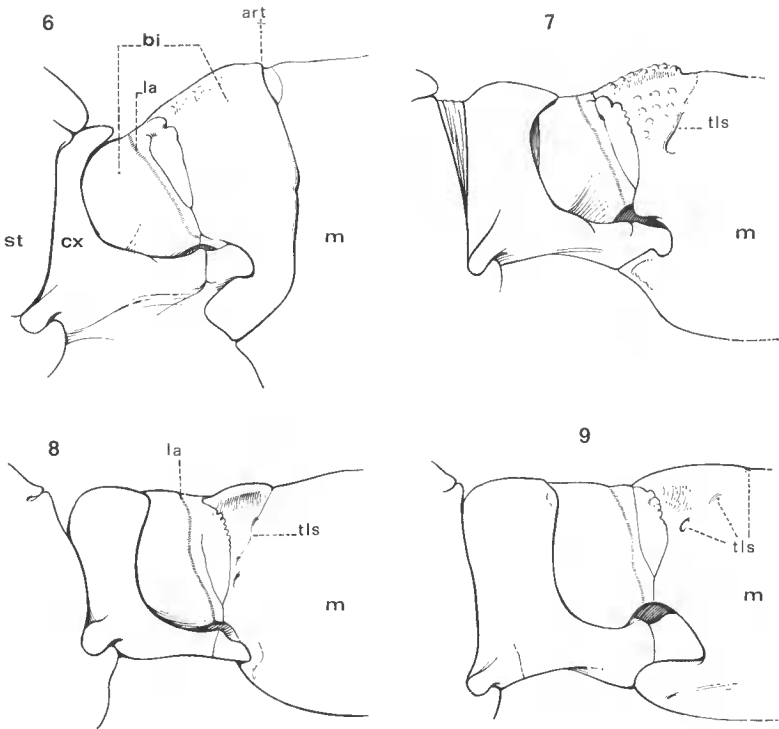


FIG. 6-9. — Disposition du basis-ischion et du mérus des chélicèdes chez les Menippinae et les Carpiliinae.

6. *Menippe rumphii* (Fabricius) : articulation ischio-méraise ankylosée (*art*) mais ligne de suture conservée ( $\times 5$ ).

7. *Myomenippe hardwicki* (Gray) : ligne de suture partiellement disparue, une trace (*tls*) dans la partie supérieure ( $\times 4$ ).

8. *Euryzoius bouvieri* (A. Milne Edwards) : ligne de suture partiellement disparue, une trace (*tls*) encore visible localement ( $\times 10$ ).

9. *Carpilius corallinus* (Herbst) : ligne de suture complètement disparue, à l'exception de 1-2 fossettes vestigiales ( $\times 2$ ).

*art*, articulation (ankylosée ici, donc suture) ; *bi*, basis-ischion ; *cx*, coxa ; *la*, ligne d'autotomie ; *m*, mérus ; *st*, sternum ; *tls*, traces de la ligne de suture.

#### LE GENRE *Carpilius* LEACH ET LES GENRES APPARENTÉS.

Il est étonnant que cette particularité anatomique, si manifeste chez les gros *Carpilius*, n'ait pas frappé les carcinologistes. Après avoir découvert ce caractère justement chez *Carpilius* (mais ayant auparavant remarqué chez les Xanthidae divers degrés de soudure entre basis-ischion et mérus), nous avons cherché si quelque allusion figurait dans la littérature. Dans un article datant de 1911 et assez peu connu sur la morphologie comparée des membres et des articulations chez les Crustacés Décapodes et les Insectes, C. B. KLUNZINGER fait mention de l'organisation particulière des pinces des *Carpilius*. Il souligne que le trochanter, homologué par lui au basis-ischion, manque complètement en tant qu'article indépendant par suite de sa soudure avec le mérus dont il forme la partie basilaire, articulaire, et conclut : « A vrai dire, on a ici le dispositif primitif dans lequel le trochanter n'est que la partie articulaire du mérus. » (1911,

p. 136). Tout en rendant hommage aux mérites du carcinologiste allemand et en reconnaissant la priorité de ses observations, nous ne partageons pas l'interprétation énoncée par KLUNZINGER, qui a considéré la conformation de *Carpilius* comme un cas isolé et primitif et qui n'a pas vu les diverses étapes du processus de soudure. Nous sommes bien d'avis que, lorsqu'il y a soudure avec le mérus, la portion basi-ischiale constitue la partie proximale de ce dernier article, mais nous ne plaçons pas au même endroit la limite virtuelle entre basis-ischion et mérus. En effet, dans le travail indiqué puis dans son bel ouvrage sur les Brachyours de Mer Rouge, où il reprend brièvement la question de la pince des *Carpilius* en l'appuyant d'un dessin (1913, p. 129, pl. 5, fig. 1 d), KLUNZINGER arrête, semble-t-il, le basis-ischion au niveau de l'espèce d'étranglement intéressant la portion basale du mérus, tout près de la ligne d'autotomie, là où effectivement se dessine une marque. Cette marque, qui se situe en avant de la ligne d'autotomie et qui apparaît généralement sous forme d'un petit relief limité de part et d'autre par deux sillons plus ou moins sinueux, est présente même dans le cas de la disposition normale où l'on peut alors voir qu'elle appartient au basis-ischion (fig. 6). Elle ne peut donc représenter le vestige de la jointure ischio-mérale. A notre sens, la limite virtuelle de l'ancienne suture se place plus en avant, plus distalement sur le mérus : son départ se devine sur le bord supérieur à un très léger infléchissement, et son tracé nous paraît se situer le long des deux fossettes qui sont visibles à la surface du tégument (fig. 9 ; pl. I, fig. 1). Ainsi, comme dans un appendice normal, la partie cylindrique formant la facette articulaire à la charnière de la coxa correspondrait en gros au basis ; la partie ischiale lui ferait suite, limitée en arrière ou au contraire traversée par la ligne d'autotomie selon que l'on situe le plan de fracture (cf. p. 000) à l'endroit même de la jointure des deux articles (fig. 5 A) ou en arrière de celle-ci, c'est-à-dire dans la portion basis (fig. 5 C), ou au contraire (interprétation de l'homologie avec les Macroures) en avant de la jointure, c'est-à-dire dans la portion ischiale (fig. 5 B). De toute façon, chez *Carpilius*, la partie correspondant à l'ischion serait plus étendue que ne l'affirme KLUNZINGER, sa démarcation virtuelle pouvant être interprétée à la lumière des dispositions rencontrées chez *Myomenippe* (fig. 7 ; pl. I, fig. 3), *Euryozius* (fig. 8), *Gardineria*, etc.

Ce caractère de la réduction sur p1 de l'articulation entre basis-ischion et mérus n'a été vraiment observé, à notre connaissance, par aucun carcinologiste. ODHNER (1925, p. 8) consacre une ligne à la particularité des chélipèdes découverte par KLUNZINGER chez *Carpilius*. Par contre, BALSS (1941, p. 184) a constaté, indépendamment, semble-t-il, des observations de KLUNZINGER, une particularité chez *Carpilius*, qu'il décrit ainsi : « Bei *Carpilius* entwickelt dazu die Coxa an der ventralen Seite des Gelenkes einen Fortsatz, welcher nach innen zu das Gelenk mit dem Basisischium trägt, nach vorn aber in eine Höhle am proximalen Rande des Merus hineinpasst, so dass die Coxa auf ihm, wie auf einem Sattel, reitet ». Là aussi, la description du phénomène, pris comme un cas isolé, ne semble pas correspondre à notre interprétation. A noter toutefois que dans un précédent paragraphe, BALSS mentionne l'articulation ankylosée, au reste toujours marquée par une ligne de suture, chez *Cancer*, *Eriphia*, etc.

L'étude morphologique du genre *Carpilius* ainsi que la recherche de ses affinités et de sa filiation nous ont amenée à placer à son voisinage deux espèces, *Euryozius bouvieri* (A. Milne Edwards) et *Gardieneria canora* Rathbun. Chez celles-ci, la ligne de suture entre basis-ischion et mérus est obsolète mais on

peut encore deviner son tracé (fig. 8). Nous supposons que cette dernière disposition précède, dans l'évolution, celle des *Carpilius*. Il était donc important de voir sur ce point l'organisation des formes fossiles rapprochées de *Carpilius*.

LES GENRES FOSSILES †*Palaeocarpilius* A. MILNE EDWARDS ET †*Ocalina* RATHBUN.

Le genre fossile †*Palaeocarpilius* A. Milne Edwards, 1862 (p. 51), connu depuis l'Eocène et représenté encore au Miocène, est étroitement apparenté aux espèces actuelles de *Carpilius*. Et l'examen des chélipèdes nous a montré une disposition semblable à celle des *Carpilius*. C'est ainsi que l'espèce-type du genre, essentiellement nummulitique (apparue au Lutétien et parvenu à l'Oligocène), †*P. macrocheilus* (Desmarest, 1822), dont nous avons vu le spécimen-type, offre sur p1 une coxa directement articulée sur le mérus ou plutôt sur le basis-ichion-mérus (pl. I, fig. 2). Nous avons retrouvé la même particularité anatomique dans le genre américain †*Ocalina* Rathbun, 1929, de l'Eocène, auquel les paléontologistes ont justement reconnu des affinités, plus ou moins vagues, avec les †*Palaeocarpilius*.

On peut conclure que déjà au début du Tertiaire s'était achevé le processus évolutif conduisant à la fusion des deux articles du chélipède et que, au cours des temps, le caractère s'est maintenu sans subir de modifications. Les différences morphologiques entre †*Palaeocarpilius* et *Carpilius* sont peu importantes et, dans l'ensemble, on constate une notable stabilité de la plupart des caractères externes (que ne peut-on voir les pléopodes mâles, les mxp1 de †*Palaeocarpilius* !). Le genre actuel (dont on connaît un représentant au Miocène, †*C. antiquus* Glaessner) apparaît dès l'instant comme un survivant d'un lointain passé géologique. Si l'on tient compte du caractère de soudure sur les pinces, complètement réalisé chez †*Palaeocarpilius* et chez †*Ocalina*, il faut bien admettre que ces genres sont les représentants déjà transformés d'une lignée évolutive de souche plus ancienne ; au demeurant, il est possible que l'évolution qui a conduit aux †*Palaeocarpilius* ait été rapide à partir de la souche originelle. Une fois atteint ce degré phylogénétique, les modifications subies auraient été mineures d'où la persistance, à quelques variations près, de ces formes archaïques et l'existence à l'heure actuelle d'espèces guère différentes, semble-t-il, de celles de l'Eocène. La répartition du genre *Carpilius*, représenté par seulement trois espèces (de grande taille) mais très largement distribuées dans les mers, est tout à fait typique des animaux reliques vivant en milieu marin.

Dans l'état de nos recherches préliminaires, nous regardons *Carpilius* comme l'aboutissant d'une voie évolutive spéciale. Il y aurait lieu à présent de rechercher les ancêtres de †*Palaeocarpilius* et d'†*Ocalina* et, à cet égard, la morphologie du premier périopode thoracique pourrait être très utile. En effet, on peut s'attendre à ce que, en remontant dans le temps, se découvrent les divers stades représentant les modifications successives subies par les chélipèdes et que l'on soit en mesure de reconstituer la lignée ayant produit les formes relativement fixées que sont les †*Palaeocarpilius*.

L'intérêt du caractère que nous proposons à l'attention des carcinologistes est donc multiple : d'un grand secours dans les études sur les Brachyours actuels, il peut être aussi utile aux paléontologistes. On peut considérer le caractère « soudé » du basis-ichion des chélipèdes comme un trait générique des †*Palaeo-*

*carpilius*. Nous citerons un exemple, celui d'une espèce américaine rangée dans le genre †*Harpactocarcinus*, †*H. mississippiensis* Rathbun, 1935, de l'Eocène supérieur (cf. RICHARDSON, 1954, p. 219, fig. 87-90). Or, l'examen à l'U.S.N.M. de Washington d'un très beau spécimen de †*mississippiensis* nous a montré que l'espèce offrait tous les traits caractéristiques de †*Palaeocarpilius* en même temps qu'un chélipède avec les deux articles soudés. Nous proposons donc de soustraire †*mississippiensis* d'†*Harpactocarcinus*, genre à chélipède doté d'une articulation ischio-mérale « normale » (caractère à vérifier toutefois chez toutes les espèces où c'est possible), pour l'inclure dans †*Palaeocarpilius*.

Nous indiquerons dès à présent que nous rétablissons le groupement des Carpilinae Ortmann, 1893, le rang de sous-famille étant toutefois peut-être provisoire. Nous y rattachons un petit nombre de genres qui, entre autres traits communs, offrent tous un basis-ischion en voie de soudure ou soudé au mérus, à savoir les genres *Carpilius*, *Euryozius* et *Gardinieria* pour les formes actuelles, et les genres †*Palaeocarpilius* et †*Ocalina* parmi les représentants fossiles. Une prochaine note sera consacré à l'étude des Carpilinae.

#### LES XANTHIDAE À BASIS-ISCHION ET MÉRUS SOUDÉS SUR P1.

Parmi les Xanthidae, Menippinae et Carpilinae ne sont pas les seuls groupements où se manifeste une tendance à la perte de l'articulation entre basis-ischion et mérus. Chez les Xanthinae *sensu* Balss, quelques formes, au reste peu nombreuses, montrent une ébauche de soudure de ces deux articles.

Chez un grand nombre de Xanthinae, il y a une ankylose très accentuée entre basis-ischion et mérus. Tel est le cas de la plupart des espèces des deux genres, étroitement affines, *Euxanthus* Dana et *Hypocolpus* Rathbun (cf. GUINOT-DUMORTIER, 1960). Nous avons observé que, à l'intérieur de ces genres, s'opère même un début de disparition de la ligne de suture ischio-mérale. Si parfois comme chez *H. perfectus* Guinot un faible mouvement subsiste à l'articulation, ailleurs celle-ci est tout à fait fixée. Chez *H. granulatus* (de Haan) (fig. 10), la suture n'est plus repérable que dans la moitié inférieure de l'appendice et sa trace se perd dans la région médiane pour réapparaître vers le bord supérieur. Un autre exemple nous est présenté par *H. punctatus* (Miers) où les deux articles sont aussi en voie de soudure très nette.

Dans le genre *Euxanthus*, l'ankylose extrême est pratiquement la règle. Toutefois, la ligne de suture reste toujours visible, sauf dans le cas d'*E. boletarius* (Rathbun, 1911) (cf. GUINOT, 1967 b, p. 556). Dans cette dernière espèce, très intéressante à maints autres égards, le basis-ischion apparaît complètement soudé au mérus ; il n'y a pas de trace de ligne de suture mais quelques vestiges en sont encore reconnaissables ; outre cela, la délimitation entre les deux articles est dénoncée par une nette dénivellation visible dans la partie inférieure et par une différence dans l'ornementation, la fraction mérale étant plus granuleuse que la basi-ischiale.

Le cas du petit genre récifal *Pseudactaea* Serène, 1962, est également intéressant : les deux espèces connues, *Ps. multicristata* (Zehntner) et *Ps. corallina* (Alcock), montrent sur leurs chélipèdes, par ailleurs particuliers, une réduction très poussée de la ligne de suture (fig. 12).

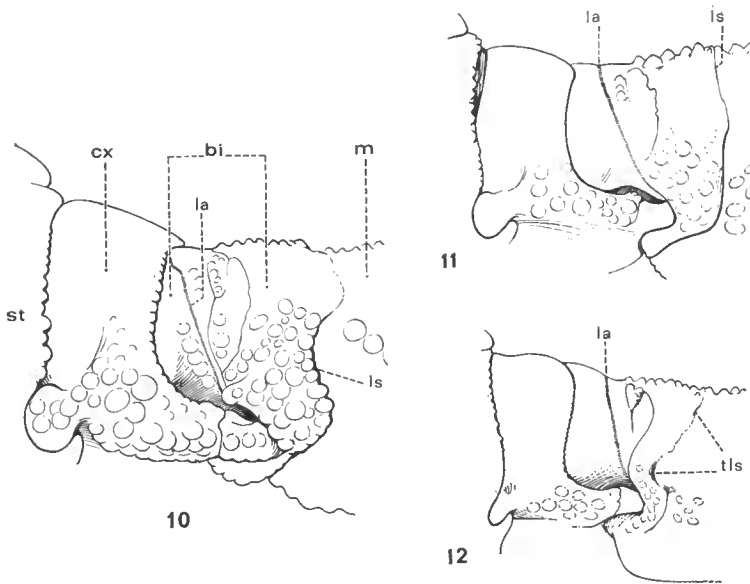


FIG. 10-12. — Disposition du basis-ischion et du mérus chez trois Xanthinae à chélicères en voie de soudure ischio-mérale.

10. *Hypocolpus granulatus* (de Haan) : articulation complètement ankylosée, ligne de suture (*ls*) atténuée dans la partie supérieure ( $\times 4,5$ ).

11. *Actaea savignyi* (H. Milne Edwards) : articulation ankylosée, ligne de suture amincie dans la région supérieure ( $\times 6$ ).

12. *Pseudactaea multicristata* (Zehntner) : réduction très poussée de la ligne de suture ; traces (*tls*) encore visibles ( $\times 12$ ).

*bi*, basis-ischion ; *cx*, coxa ; *la*, ligne d'autotomie ; *ls*, ligne de suture ; *m*, mérus ; *st*, sternum ; *tls*, traces de la ligne de suture.

Nous avons constaté une tendance analogue chez une espèce rangée dans le genre *Actaea*, *A. tessellata* Pocock, où la trace de la suture est à peine discernable. Nous supposons que le même phénomène se produit chez une autre espèce, très proche de la précédente, *A. picta* Zehntner (non examinée). À notre avis, par leurs caractères morphologiques essentiels ces deux espèces s'éloignent du genre *Actaea* et s'apparenteraient plutôt aux formes du genre *Banareia* A. Milne Edwards. *Tessellata* et *picta* ne nous semblent pas devoir être rangées parmi les *Banareia s. str.*, mais il est bien possible qu'elles appartiennent à la même lignée évolutive que le genre *Banareia* (lequel est étroitement relié au genre *Zalasius* Rathbun) et que le genre *Calvactaea* Ward.

Chez la plupart des espèces du genre *Actaea* de Haan *emend.* (cf. GUINOT, 1967 *b*), il y a une fixité quasi absolue entre basis-ischion et mérus. Une réduction de l'articulation ischio-mérale est ébauchée chez les deux espèces les plus typiques du genre, *A. savignyi* (H. Milne Edwards) et *A. calculosa* (H. Milne Edwards), qui ont un test composite muni de « pores » comme les *Daira* de Haan : la limite entre les deux articles est encore conservée mais, dans la partie supérieure du membre, la ligne de suture devient très fine, mince, obscure (fig. 11).

Nous ne discuterons pas ici de ce qui pourrait être le dénominateur commun

de ces quelques Xanthinae à soudure ischio-mérale ; contentons-nous d'indiquer qu'un trait commun se dessine, mais qui signifierait plus un stade évolutif qu'une relation de parenté.

### Oxystomata

Nous verrons brièvement ce qui se passe chez les Oxystomata *sensu* Balss, 1957 (pp. 1606-1615). Chez les Dorippidae, l'articulation ischio-mérale des chélicèdes est tout à fait mobile. Chez les Calappidae, on observe comme chez les Xanthidae une grande gamme de possibilités. L'articulation est normale dans les genres *Orithyia* Fabricius (Orithyinae) et *Matuta* Weber (Matutinae). (À noter toutefois qu'*Orithyia* offre aussi beaucoup de caractères de Dorippidae et n'est peut-être pas très à sa place parmi les Calappidae. Quant à *Matuta*, ses affinités nous paraissent encore imprécises).

Chez les Calappinae, groupe très naturel, la tendance à la soudure apparaît, cela dans chacun des genres et, à ce que nous avons pu vérifier, chez toutes les espèces. Le plus souvent, une trace légère demeure décelable, par exemple chez *Cycloes* de Haan (fig. 13) et chez *Acanthocarpus* Stimpson, peut-être aussi chez quelques *Calappa* Weber. Ailleurs, la ligne de suture est encore plus rudimentaire (chez *Mursia* Desmarest) et finalement se perd presque complètement : des vestiges de l'ancienne articulation se reconnaissent encore localement, surtout sous forme de petites fossettes laissées à la surface du tégument, par exemple chez *Calappa calappa* (Linné) (fig. 14). Chez certaines *Calappa*, telle *C. gallus* (Herbst), aucune trace n'est vraiment décelable et l'on voit donc, de façon aussi singulière que chez *Carpilius*, la coxa s'attacher directement sur un grand article unique qui est le basis-ischion-méris.

Il sera évidemment très intéressant de rechercher quelle est l'organisation

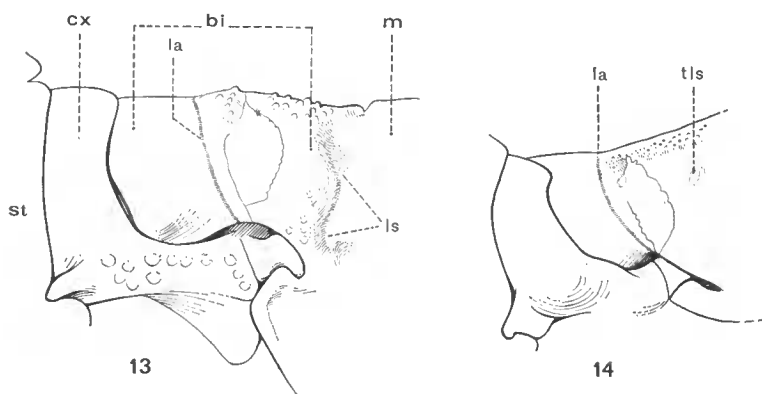


FIG. 13-14. — Disposition du basis-ischion et du mérus des chélicèdes chez les Oxystomata de la sous-famille des Calappinae.

13. *Cycloes cristata* (Brullé) : ankylose totale et réduction très poussée de la ligne de suture ( $\times 5$ ).
14. *Calappa calappa* (Linné) : ligne de suture complètement disparue à l'exception d'une fossette vestigiale (*tls*) ( $\times 6$ ). (Pilosité non représentée).
- bi*, basis-ischion ; *cx*, coxa ; *la*, ligne d'autotomie ; *ls*, ligne de suture ; *m*, mérus ; *st*, sternum ; *tls*, trace de la ligne de suture.



des chélipèdes chez les Calappinae fossiles, dont on connaît un certain nombre de représentants.

En ce qui concerne les genres *Osachila*, *Hepatella* et *Hepatus* (ainsi qu'*Actaeomorpha*), cf. *infra*.

Chez les Leucosiidae, famille des plus riches considérée comme plus évoluée dans le sens cancérien que les autres Oxystomata, il semble que soit constante la soudure du basis-ischion et du mérus. Nous n'avons pu vérifier la conformation des chélipèdes chez tous les genres ni chez toutes les espèces, mais il apparaît d'ores et déjà que le caractère de soudure pourrait bien être un caractère de l'ensemble de la famille. Chez les Leucosiidae regardés comme les plus primitifs, par exemple *Iphiculus* Adams et White, comme chez les plus évolués, la disposition n'est pas différente : on ne distingue aucune trace de l'articulation ischio-mérale. Nous n'avons pas observé de cas où serait apparente une ligne de suture. Seul est toujours très visible le sillon d'autotomie. Si par la suite se trouve confirmée, dans la famille, la conformité de structure des chélipèdes en ce qui touche la réduction de l'articulation, ce sera un caractère complémentaire pour distinguer les Leucosiidae, utilisable peut-être aussi pour rechercher leur origine. L'intérêt, ici, serait que, à l'inverse de ce qui existe chez les Calappidae, des Xanthidae et des Parthenopidae, il n'y ait aucun stade de passage, aucun enchaînement connu. Le processus de soudure, dont on peut supposer qu'il s'est établi en dehors de la famille ou, sinon, chez des formes leucosiennes ancestrales, non représentées actuellement, apparaît comme achevé chez les membres vivants de la famille.

Rappelons que certaines surfaces d'articulation des articles des chélipèdes sont particulières chez les Leucosiidae (cf. IHLE, 1918). Voir p. 154.

### Parthenopidae

Nous l'avons déjà mentionné, chez les Oxyrhyncha Majidae *sensu* Bals l'articulation ischio-mérale des chélipèdes est mobile. La mobilité est même souvent très grande, les deux articles étant réunis par une membrane articulaire développée. A ce niveau peut se produire un mouvement d'une certaine amplitude, consistant, chez les Pisinae par exemple, en un véritable pivotement du mérus.

Chez les Parthenopidae Parthenopinae, la tendance à la soudure apparaît nettement. Mais, comme chez les Xanthidae, plusieurs cas sont présents selon les genres et espèces envisagés. Sans entrer dans les détails, l'on peut dire qu'une grande mobilité se rencontre dans les genres *Leiolambrus* A. Milne Edwards, *Mesorhoea* Stimpson, *Aulacolambrus* Paulson ; une franche mobilité se trouve encore chez *Solenolambrus* Stimpson, *Pseudolambrus* Paulson, ainsi que généralement chez les *Lambrus* Leach. Un début d'ankylose semble affecter l'articulation dans les genres *Heterocrypta* Stimpson, *Cryptopodia* H. Milne Edwards et *Daldorfia* Rathbun ; chez *D. bouvieri* (A. Milne Edwards) le mouvement produit à la jointure ischio-mérale est des plus faibles. Dans le genre *Thyrolambrus* Rathbun la structure ne semble pas indentique chez toutes les espèces : chez *Th. erosus* (Miers) l'ankylose est déjà très accentuée, tandis que chez *Th. cariei* (Bouvier) (fig. 15) il y a immobilisation complète et tendance à la disparition de la suture ischio-mérale, une trace se distinguant encore pourtant sous l'ornementation.

En ce qui concerne le genre *Dairoides* Stebbing, dont nous avons récemment souligné les affinités parthénoïpiennes (GUINOT, 1967 *b*), l'attache du basis-ischion sur le mérus est mobile, du moins chez *D. margaritatus* Stebbing que nous avons examiné. A noter que chez les deux espèces actuelles de *Daira* de Haan, l'articulation apparaît tout à fait ankylosée.

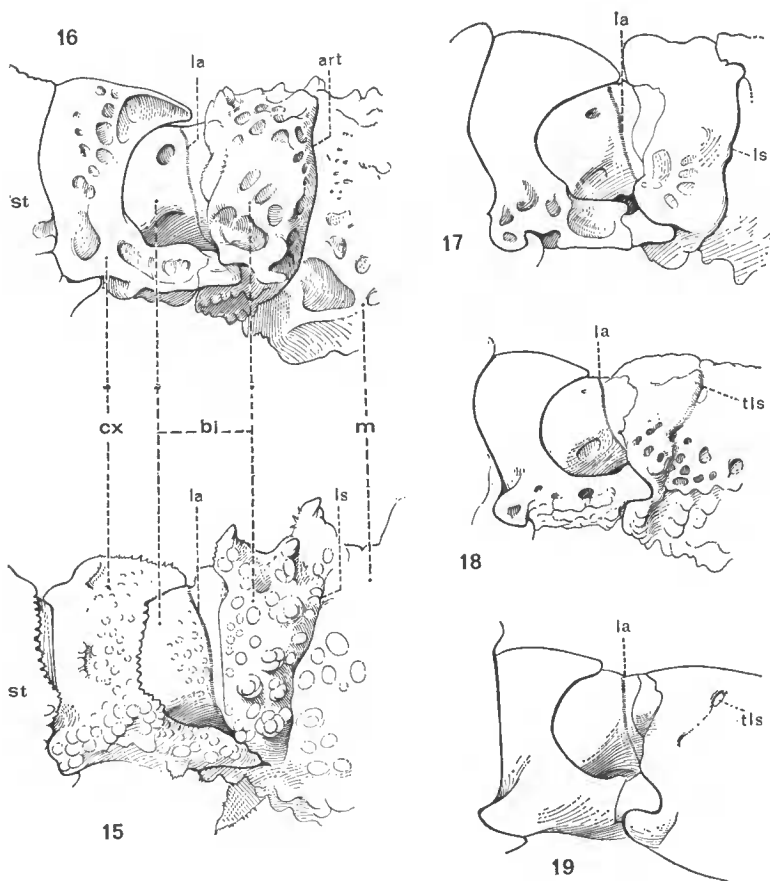


FIG. 15-19. — Disposition du basis-ischion et du mérus des chélicères.

15. *Thyrolambrus cariei* (Bouvier) : articulation complètement ankylosée, avec ligne de suture (*ls*) en voie de réduction ( $\times 6$ ).

16. *Osachila stimpsoni* Studer : articulation complètement ankylosée (*art*) ; ligne de suture présente ( $\times 6$ ).

17. *Aethra scutata* Smith : articulation complètement ankylosée ; ligne de suture (*ls*) marquée ( $\times 2$ ).

18. *Osachila antillensis* Rathbun : ligne de suture très réduite, avec une trace visible (*tls*) ( $\times 7$ ).

19. *Hepatus scaber* Holthuis : ligne de suture presque complètement disparue ; quelques vestiges (*tls*) encore reconnaissables ( $\times 5$ ).

*bi*, basis-ischion ; *cx*, coxa ; *la*, ligne d'autotomie ; *ls*, ligne de suture ; *m*, mérus ; *st*, sternum ; *tls*, trace de la ligne de suture.